

¿Por qué hay tantas especies raras?

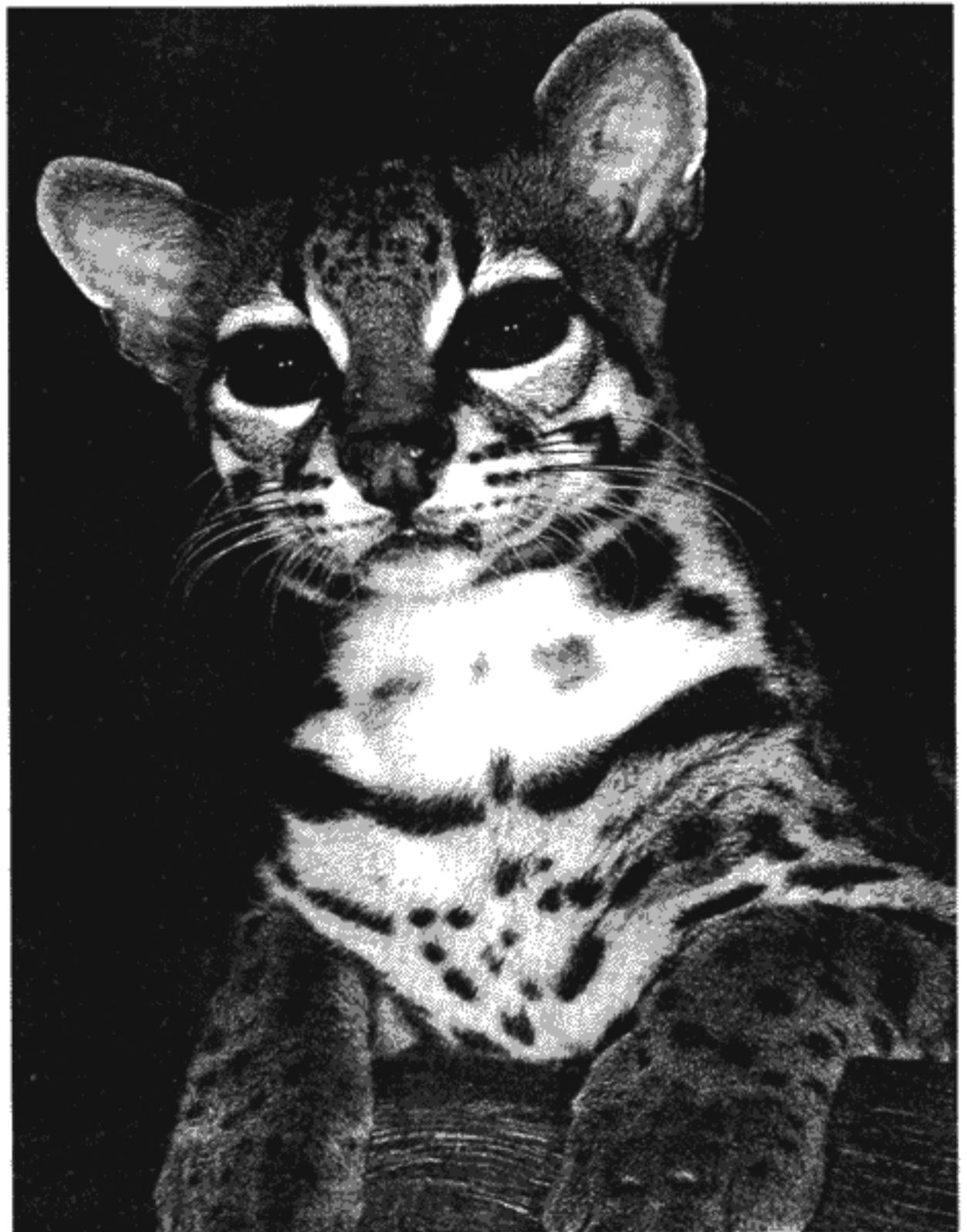
La riqueza y rareza biológicas en las comunidades naturales

EXEQUIEL EZCURRA*

LOS ESTIMADORES DE LA IGNORANCIA

A principios de la década de los cuarenta, el estadístico británico Ronald Fisher, se enfrentó con una pregunta ecológica aparentemente imposible de responder. C. B. Williams, un biólogo, también británico, que estudiaba las mariposas de las selvas del archipiélago malayo, había notado que existe una cierta distribución estadística de la rareza y la abundancia de las especies colectadas. Mientras que algunas mariposas eran muy comunes en el campo, y se encontraban representadas en su colección varias decenas de veces, otras eran menos frecuentes y disponía en su colección de sólo algunos ejemplares de ellas y, finalmente, algunas especies de mariposas eran definitivamente raras, con sólo un ejemplar de la especie en la colección.

Williams confrontó a Fisher —una de las mentes más lúcidas del siglo XX— con el siguiente problema: era posible cuantificar exactamente cuántas especies había colectado en el archipiélago, y en qué cantidad había colectado cada una de ellas. Sin embargo, se podía esperar que la colección no contuviera todas las mariposas del archipiélago (algunas de las especies más raras seguramente habían escapado de los afanes y las redes del colector). La pregunta era: si consideramos la colección como una muestra más o menos aleatoria de la fauna de mariposas del archipiélago, y si conocemos la distribución estadística de las



* Centro de Ecología, UNAM.

abundancias de las especies colectadas, ¿podemos estimar cuántas especies hay en el archipiélago que aún no han sido colectadas?

Intuitivamente, la pregunta suena absurda. ¿Cómo se podría realizar algún tipo de estimación sobre datos que todavía no han sido tomados? Pero, por asombroso que parezca, Fisher se dedicó a estudiar el problema de Williams, en colaboración con A. S. Corbet, un zoogeógrafo inglés, amigo de ambos. El resultado de su investigación fue publicado en 1943 en el *Journal of Animal Ecology* (Fisher, Corbet y Williams, 1943). Aunque la matemática asociada al problema es relativamente complicada, el enfoque de Fisher para resolver el enigma fue realmente muy sencillo: construyó un diagrama en el que puso el número de individuos colectados en las abscisas, y la cantidad de especies representadas en la colección por ese número de individuos, en las ordenadas. Así, la altura de cada punto de la gráfica nos indica cuántas especies hay, en la colección, representadas por sólo un individuo, cuántas especies hay de las que se colectaron sólo dos individuos, cuántas con tres, cuántas con cuatro, y así sucesivamente (figura 1).

Asumiendo que el número de individuos con el que está representada una especie en una muestra es una variable aleatoria, con una media que representa el "potencial biológico" de la especie, Fisher pudo despejar un modelo teórico que describe cómo deberían distribuirse las especies en las categorías de abundancia (para los entrenados en estadística, el supuesto de Fisher fue que el nú-

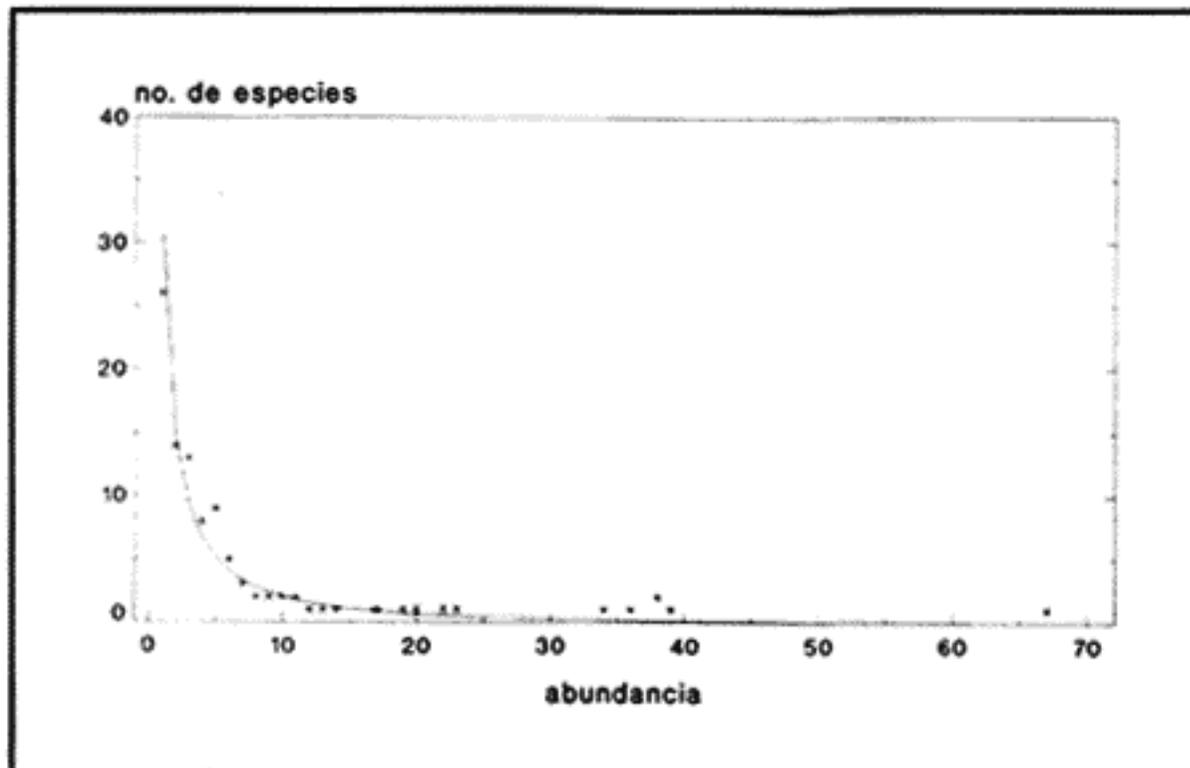


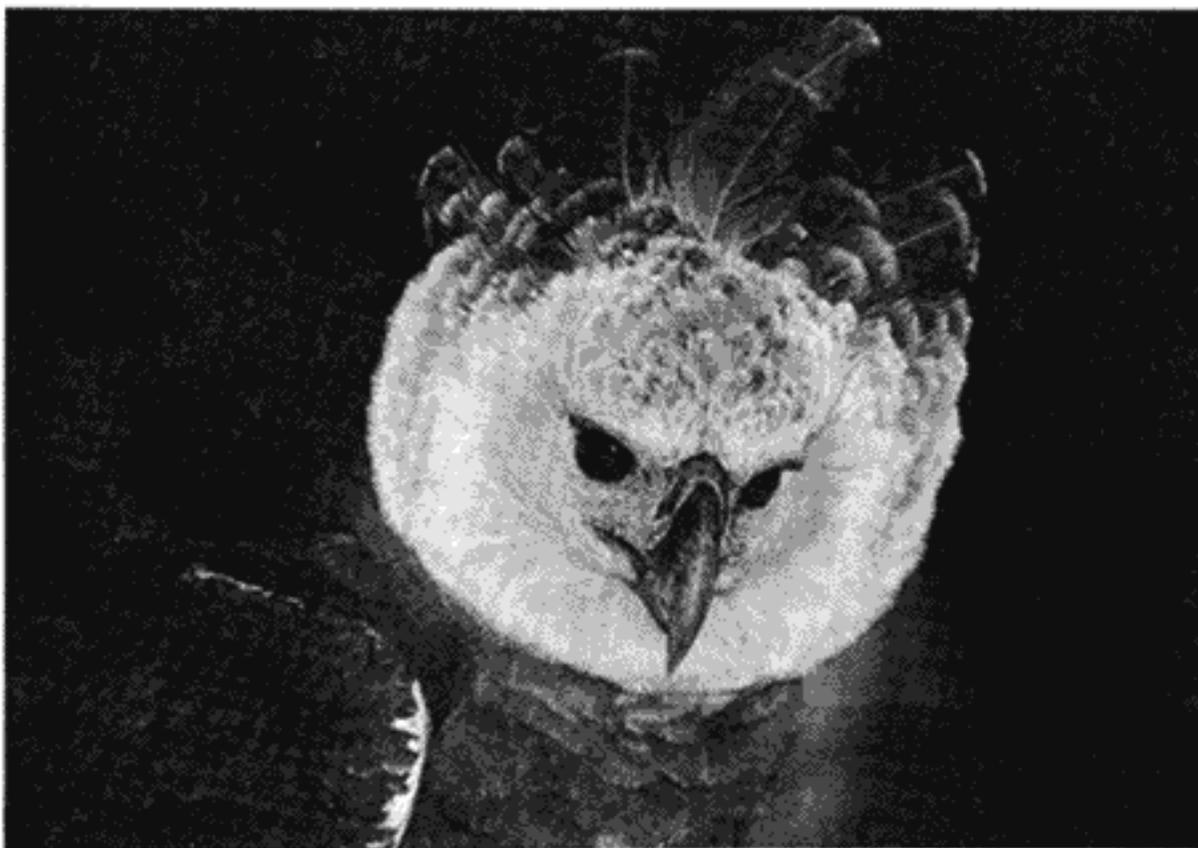
Figura 1. Relación entre el número de especies y su abundancia para 100 especies de plantas leñosas del Gran Desierto de Altar, Sonora (datos del autor). Los asteriscos indican las frecuencias observadas de especies, y la curva muestra las predicciones del modelo de la log-serie de Fisher. Las abundancias están medidas como frecuencia de aparición de individuos de cada especie, en 120 censos de 2500 m cada uno, distribuidos sistemáticamente en la región. El área total muestreada fue de 30 ha. Los puntos no difieren significativamente del modelo de Fisher ($\chi^2=6.2$, gr. lib.=8, $P>0.5$).

mero de individuos de cada especie que cae en las trampas del colector sigue una distribución de Poisson con una abundancia media definida para cada especie). Para estimar la distribución de todas las especies en la colección, Fisher sumó las distribuciones estadísticas esperadas para cada una de las especies en la colección. La distribución resultante, conocida como la "log-serie" de Fisher, predice, de acuerdo a los supuestos del modelo, cuántas especies "raras" habrá en la colección, representadas por sólo un individuo, cuántas

habrá con dos, cuántas con tres, y así sucesivamente.

Lo interesante del modelo planteado por Fisher es que también permite predecir cuántas especies existen en el área, que no han entrado en la muestra porque su valor esperado es de menos de un individuo. Para lograr esta predicción, el razonamiento seguido por los investigadores fue el siguiente: si el área muestreada fuera más grande, habría más especies raras representadas en la muestra. Con el modelo de la log-serie, Fisher pudo calcular cuántas especies de mariposas se habrían colectado, si el esfuerzo de captura hubiera sido suficientemente grande como para colectar todas las mariposas del archipiélago malayo. La diferencia entre la cantidad de mariposas que Williams realmente colectó, y la cantidad que predecía el modelo, para un esfuerzo de colecta igual al total del área de estudio, es una estimación estadística de la cantidad de especies raras presentes en la comunidad y que aún no han sido colectadas.

En el momento en que Fisher, Corbet y Williams trabajaron este problema, la mayor parte de la comunidad científica interpretó el trabajo como un divertimento académico, un análisis sin mayor trascendencia sobre los problemas ecológicos del mundo real. ¿A quién le interesa estimar el número de especies que no conoce? La perspectiva parecía casi metafísica. Para cualquier biólogo suena



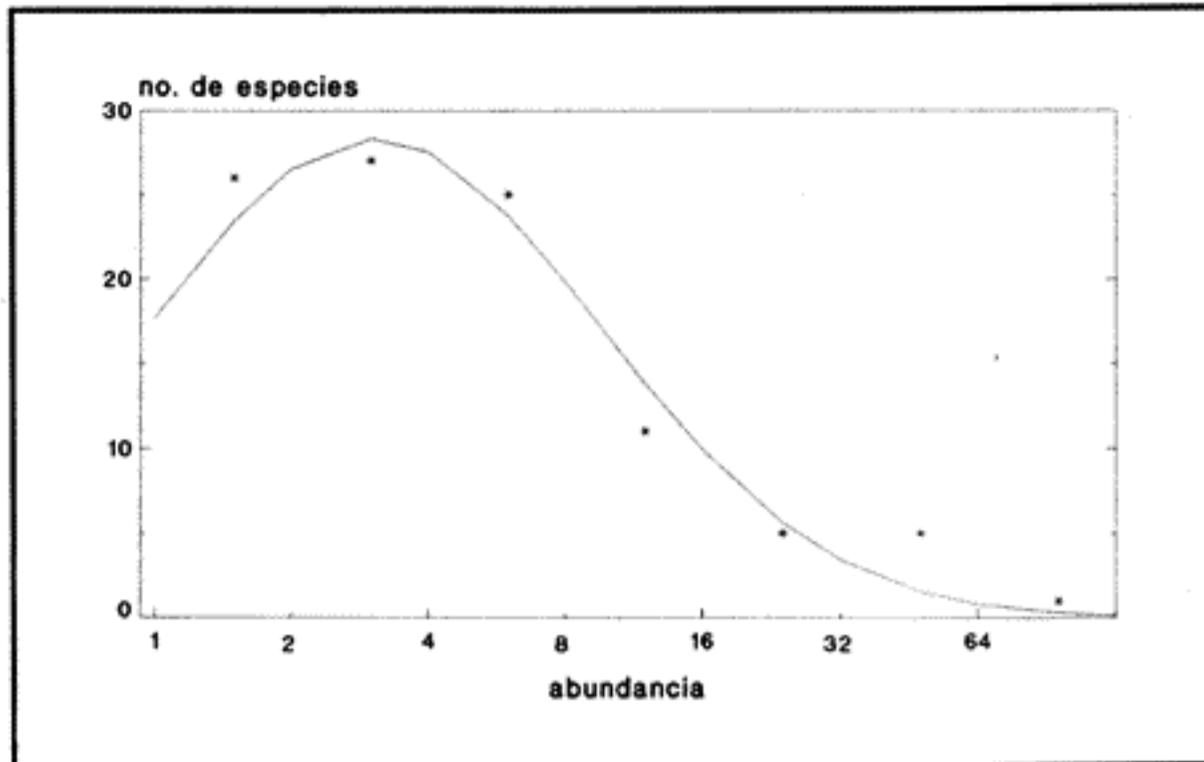


Figura 2. Relación entre el número de especies y el logaritmo de sus abundancias, para 100 especies de plantas leñosas del Gran Desierto de Altar, Sonora (cfr. fig. 1). Los asteriscos indican las frecuencias observadas, y la curva muestra las predicciones del modelo lognormal de Preston. Los puntos no difieren significativamente de las predicciones del modelo ($X^2=3.85$, gr.lib.=6, $P>0.7$). El ajuste del modelo de Preston, dado por el valor de X^2 , es un poco mejor que el del modelo de Fisher.

mucho más interesante dedicarse a estudiar organismos tangibles, vivos o disecados, pero presentes en una colección o en un área de muestreo.

Sin embargo, las consecuencias del modelo de Fisher fueron de gran trascendencia para la ecología de comunidades y para la biogeografía. La importancia del modelo de la log-serie radica

en que es capaz de describir la cantidad de especies a hallar en una muestra, como una función de la cantidad de individuos que tiene cada especie en la muestra, y, sumando los individuos de todas las especies, como una función del tamaño total de la muestra. Obviamente, cuanto mayor sea el área de muestreo, mayor será el número de individuos muestreado, y por lo tanto, mayor será el número de especies en la colección, dado que aumenta la probabilidad de incluir especies raras. El modelo de Fisher planteó, por primera vez, la forma teórica que debería tener la relación entre el número de especies colectadas y el área de muestreo, un problema conocido en ecología de comunidades como la "relación especie-área" (figura 3).

El interés de esta relación teórica no radica sólo en problemas estadísticos de muestreo. Es también de capital importancia en problemas de biogeografía y conservación. Al definir un modelo teórico que predice el comportamiento estadístico de las especies raras, como una función del área que las contiene, el modelo de Fisher permite, entre otras cosas, evaluar el tamaño de una reserva natural, o entender la dinámica de extinción de especies en islas y habitats fragmentados. Un adecuado conocimiento de las relaciones especie-área, resulta de gran importancia en los estudios de evaluación y de inventario de la riqueza biológica de una determinada región.



El desarrollo de Fisher y sus colaboradores llamó pronto la atención de Frank Preston, un ingeniero dedicado a la investigación de vidrios y materiales ópticos de gran precisión. Preston, inglés de nacimiento y radicado en Pennsylvania, Estados Unidos, era aficionado a la historia natural. A principios de los cuarenta, ya bien establecido como especialista en su propia disciplina, Preston dedicaba sus ratos libres a estudiar la ecología de las aves. Sus primeros trabajos (Preston, 1946; Preston y Norris, 1947) fueron investigaciones sobre el reparto del espacio de anidamiento entre diferentes especies de pájaros. Estos estudios plantearon la línea de investigación que, una década y media más tarde, retomarían Robert MacArthur y sus estudiantes: el reparto de los recursos espaciales y alimenticios entre las especies de distintos gremios de animales.

Motivado por los trabajos de Fisher, Preston publicó en 1948 un trabajo sobre la abundancia y la rareza de las especies biológicas, que marcó el desarrollo de la teoría ecológica por varias décadas. Como Darwin, que había sido influido por la lectura de Malthus un siglo antes, Preston basó buena parte de sus ideas en lecturas de problemas y modelos económicos de la época. Su investigación sobre la distribución de abundancias de las especies biológicas estaba fuertemente influida por las ideas de las "distribuciones de Pareto" usadas en economía para entender y modelar la distribución desigual de las riquezas en las poblaciones humanas. También al igual que Darwin, Preston fue muy cauteloso en no forzar las analogías entre ecosistemas y sistemas económicos, más allá de su similitud en los aspectos de estadística y de análisis de los datos (Root, 1989).

El trabajo de Preston (1948, 1962) demostró que, aunque el modelo de Fisher era esencialmente correcto, el supuesto de que la abundancia media es una característica fija en cada especie, era innecesariamente restrictivo. En efecto, el supuesto de Fisher implica que la cantidad de recursos que conquista inicialmente una especie, en una comunidad, permanece constante a lo largo del tiempo evolutivo, aunque nuevos competidores le disputen su nicho ecológico. En contraposición, Preston partió de un supuesto mucho menos restrictivo, basado en un razonamiento estrictamente demográfico, que puede demostrarse fácilmente mediante el cálculo.

Definamos la tasa instantánea de cre-

cimiento de una población $r(t)$, como el cambio en el número de individuos por unidad de tiempo y por individuo ya existente:

$$r(t) = \frac{1}{N(t)} \frac{dN(t)}{dt} \quad (1)$$

Recordando que $[d \ln(x)/dx] = 1/x$, podemos reescribir la ecuación (1) como

$$r(t) = \frac{d \ln(N(t))}{dt} \quad (2)$$

Integrando, obtenemos que

$$\ln(N(t)) = \ln(N(0)) + \int_0^t r(t') dt' \quad (3)$$

La ecuación (3) señala que el logaritmo de la abundancia de una especie en una comunidad depende del logaritmo de la abundancia inicial ($N(0)$), y de las variaciones en su tasa real de crecimiento a lo largo del tiempo. Preston asumió, correctamente, que si una especie se encuentra en equilibrio con su medio, las tasas reales de crecimiento oscilarán aleatoriamente, a veces incrementando la población cuando ocurren periodos favorables, y a veces disminuyendo sus densidades cuando ocurren periodos desfavorables. Por lo tanto, la integral de las tasas de crecimiento en la ecuación (3) será una suma de variables aleatorias. De acuerdo con el Teorema del Límite Central (un importante teorema de la estadística, que demuestra que todas las variables estadísticas aditivas tienen una distribución Normal de Gauss), el logaritmo del número de individuos tendrá una variación Gaussiana (o Normal), a lo largo del tiempo. El corolario que sacó Preston de esta demostración fue que, si la distribución del logaritmo de las abundancias de una especie varía en forma Gaussiana a lo largo del tiempo, entonces, en un tiempo dado, la distribución del logaritmo de las abundancias de varias especies en un solo tiempo y lugar, también debe variar normalmente. Es decir que, en un instante dado habrá algunas especies que se presenten en grandes abundancias, y otras que lo hagan en cantidades mucho más bajas, pero el logaritmo de sus abundancias tendrá una distribución Normal.

En resumen, el modelo de Preston, conocido como el modelo "lognormal", predice que la cantidad de especies presentes en una comunidad tendrá una relación Gaussiana o Normal en el logaritmo de sus abundancias. Para poner a prueba sus ideas, Preston recurrió a los datos de una gran cantidad de ecólogos y



naturalistas, encontrando, en la mayor parte de los casos, que, efectivamente, el modelo se ajustaba bien a las distribuciones de abundancias de especies observadas en el campo (figura 2).

En realidad, es de esperar, relativamente, que las distribuciones de las abundancias de las especies sean lognormales. Las poblaciones de plantas y animales, como había observado Malthus más de 100 años antes, tienden a crecer geométricamente, de manera que la variable natural es el logaritmo de las densidades, más que las densidades en sí mismas (matemáticamente, esta idea está expresada en la ecuación (2)). A nivel de la comunidad, se puede esperar que los factores que gobiernan la distribución y la abundancia de las especies sean independientes entre sí, y que, como todas las funciones de probabilidades, afecten de manera multiplicativa a las variables que de ellos dependen. Otra vez, el Teorema del Límite Central aplicado a estos factores, sugiere una distribución Normal en el logaritmo de las abundancias, donde el conjunto de factores aleatorios multiplicativos, se transforma en una suma de factores aleatorios. En resumen, la distribución lognormal es la esperada cuando un conjunto de datos depende del producto de variables aleatorias. Los factores que definen la abundancia de las especies tienden a actuar de esta manera. Muchos otros procesos similares de distribución de abundancias y/o recursos son lognormales (May, 1975), como por ejemplo la distribución de riqueza entre naciones, o entre clases sociales (la riqueza, como las poblaciones biológicas, tiende a crecer exponencialmente).

EL NÚMERO MÁGICO: $z = 2.3$

Una de las consecuencias más importantes del modelo lognormal de Preston es que, al igual que el modelo de la log-serie de Fisher, es capaz de describir la cantidad de especies a hallar en un área, como una función de la cantidad de individuos en el total de la muestra. Pero a diferencia del modelo de Fisher, que predice un rango muy amplio de curvas especie-área, el modelo de Preston predice una relación del tipo

$$s = k \cdot A^z \quad (4)$$

donde k y z son coeficientes derivados del modelo. Para el caso de comunidades con distribución de abundancias de tipo lognormal, Preston demostró que el valor del exponente z debería estar cerca de 0.23, en muestras relativamente grandes, y un valor algo mayor en muestras muy pequeñas (May, 1975). Pero la ecuación (4) puede linealizarse sacando logaritmos, de forma que

$$\log(s) = \log(k) + z \log(A) \quad (5)$$

Es decir, que la relación entre el logaritmo del área y el logaritmo del número de especies, para muestras de distintos tamaños, debería dar una recta con pendiente aproximada de 0.23, y una pendiente algo mayor en datos de comunidades muy pobres en especies. Si así no ocurriera, deberíamos rechazar el modelo lognormal de Preston, como el modelo subyacente en los patrones de abundancia y rareza de las especies biológicas.

Muchos investigadores se dedicaron

a poner a prueba las ideas de Preston, a través del sencillo procedimiento de graficar, en escala logarítmica, el área de una muestra contra el número de especies contenidas en ella (figura 3). En efecto, se encontró que con asombrosa regularidad, aparecían rectas con pendientes cercanas al valor "canónico" predicho por Preston ($z = 0.23$), y pendientes algo mayores en islas muy depauperadas o en comunidades muy pobres en especies.

SHAKESPEARE, EL ARCHIPIÉLAGO

El problema de las relaciones especie-área está siendo reavivado por la creciente necesidad de conservar recursos amenazados por las transformaciones a gran escala. Resulta ahora claro, que la cantidad de especies que puede conservarse en una reserva natural de, digamos, 5 km^2 , es mucho menor a la que puede conservarse en una reserva de, por ejemplo, 1000 km^2 (o en varias reservas más pequeñas que sumen también 1000 km^2).

La relación especie-área tiene también aspectos de importancia para la agricultura. En particular, el modelo de Preston ha sido de gran importancia en estudios de adaptación de insectos fitófagos a nuevos cultivos. Strong (1974b) demostró que la cantidad de insectos fitófagos, asociados a diferentes especies de árboles, dependía del tamaño del área de distribución del huésped, y seguía el modelo de relación especie-área propuesto por Preston. También demostró que, cuando se introducen nuevos cultivos a una región, la fauna nativa de insectos se adapta selectivamente a la oferta del nuevo recurso en menos de 300 años, y que el número de insectos-plaga que se producen, es proporcional al área plantada, según el modelo de Preston (cuanto mayor sea el área plantada, mayor será el número de insectos-plaga).

Uno de los trabajos más conocidos vinculados al tema de las relaciones especie-área es el trabajo de MacArthur y Wilson (1967) sobre la teoría de biogeografía de islas en equilibrio de especies. El número de especies encontrados en una isla ya colonizada, es proporcional al área de la misma y sigue también el modelo de Preston. Pero una de las derivaciones más inesperadas y espectaculares de la teoría de las relaciones especie-área, proviene del trabajo de dos estadísticos, B. Efron y R. Thisted (1976), que usaron las ideas de Fisher, Corbet y Williams para estimar el vocabulario total de Shakespeare (es decir, cuántas pala-

bras conocía Shakespeare que nunca tuvo oportunidad de usar en algún texto). Para ello, razonaron por analogía que las diferentes palabras del idioma inglés podían considerarse como "especies", y que las distintas obras de Shakespeare podían tomarse como "islas", o muestras aleatorias del vocabulario del autor (como en el caso de las especies, hay palabras comunes, que se usan muy frecuentemente, y palabras raras, que se usan muy pocas veces). Siguiendo la metodología de Fisher, estimaron la cantidad de palabras que aparecerían en una muestra mucho más grande que los textos escritos, y consideraron que ese número era una estimación de la riqueza total del vocabulario shakespeariano. Al igual que con el trabajo original de Fisher, la investigación de Efron y Thisted fue tomada como un —tal vez ocioso— divertimento académico. Recientemente, sin embargo, la metodología ha sido usada para probar la autenticidad de manuscritos apócrifos atribuidos a Shakespeare (Kolata, 1986), y se ha convertido en una técnica de gran valor para discriminar la autoría de trabajos literarios.

En su último trabajo publicado, titulado "Los pájaros invisibles", Preston (1979) dedicó atención a otra versión del mismo problema: usar la teoría de las relaciones especie-área para estimar la cantidad de especies raras que, estando presentes en el campo, no son censadas por el investigador, debido a que su esfuerzo de muestreo está necesariamente limitado. En muchos estudios de inventario de especies en peligro de extinción, son estas "especies invisibles" las que realmente quiere contar el investigador.

Las aplicaciones de la técnica de relaciones especie-área permiten también la reconstrucción de floras extintas hace poco tiempo, por efecto de grandes transformaciones humanas. En un trabajo reciente (Ezcurra *et al.*, 1988), empleamos esta técnica para estimar el número de plantas acuáticas que crecían en



el delta del Río Colorado, destruido en 1930 por el embalse Hoover y el desarrollo del Valle Imperial en California. Dado que el área no había sido colectada antes de su destrucción, la única posibilidad de estimar su flora, fue a través de zonas donde aún se conserva parte de la antigua vegetación del delta, en particular, censando la vegetación de los oasis y los manantiales de agua dulce cercanos al antiguo delta (figura 3). Por el estudio resultante, se pudo estimar que la cantidad de especies de plantas acuáticas presentes en el delta del Colorado, antes de ser secado, era de aproximadamente 300, con un error de 100.

DE RAREZAS A RAREZAS

El problema de la estadística de las relaciones especie-área está vinculado fundamentalmente al comportamiento ecológico de las especies raras. Son estas especies "invisibles", como las llamó Preston, las responsables del comportamiento de las curvas especie-área, y de la forma de los diagramas de abundancias de especies. Sin embargo, aunque Fisher

y Preston hicieron una excelente caracterización estadística del comportamiento de las especies raras, faltaba una definición ecológica más detallada: ¿Por qué son raras las especies raras? y ¿qué las hace pasar de raras a abundantes en el tiempo evolutivo? Deborah Rabinowitz, una ecóloga con formación en demografía vegetal, se dedicó a estudiar más detalladamente este problema, no tanto desde el punto de vista estadístico de Fisher y Preston, sino con un énfasis fundamental en el comportamiento biológico de las especies raras. Rabinowitz y sus colaboradores (1986) encontraron que las causas de la rareza ecológica de las especies se dan a varias escalas.

a. Rareza biogeográfica. Por un lado, hay especies que sólo crecen en regiones muy específicas, y forman endemismos biogeográficos muy particulares. *Heterotheca thiniicola*, por ejemplo, es una compuesta endémica de las dunas del Gran Desierto de Altar, y sólo crece en esa región, aunque sus poblaciones muestren densidades realmente altas en los aproximadamente 5 km² que conforman su área de distribución (Rzedowski y Ezcurra, 1986).

b. Rareza de habitat. Otras especies, en cambio, son muy específicas en cuanto al habitat, pero no son endémicas a nivel biogeográfico. Este grupo está formado por lo que se conoce en ecología como especies "estenoecas" o de habitat restringido, en contraste con las especies "euriecas" o de distribución amplia. Las plantas de los oasis de los desiertos, son un caso típico de este grupo. La "yerba del manso" (*Anemopsis californica*, Saururaceae) crece en los manantiales de agua del desierto sonorense, y es colectada intensamente como planta medicinal (Ezcurra et al., 1988). Aunque su distribución biogeográfica es relativamente amplia, su habitat es muy específico. El secado de los manantiales y el bombeo de agua para riego, está destruyendo muy rápidamente su habitat en todo el desierto, y pone en peligro de extinción a la especie.

c. Rareza demográfica. Finalmente, hay especies que son demográficamente raras, es decir, que presentan densidades bajas en toda su área de distribución, aunque ésta sea amplia y aunque no estén asociadas a habitats muy específicos. Un ejemplo notable de este nivel de rareza ecológica es la "cola de zorra" (*Setaria geniculata*), una gramínea que se encuentra a lo

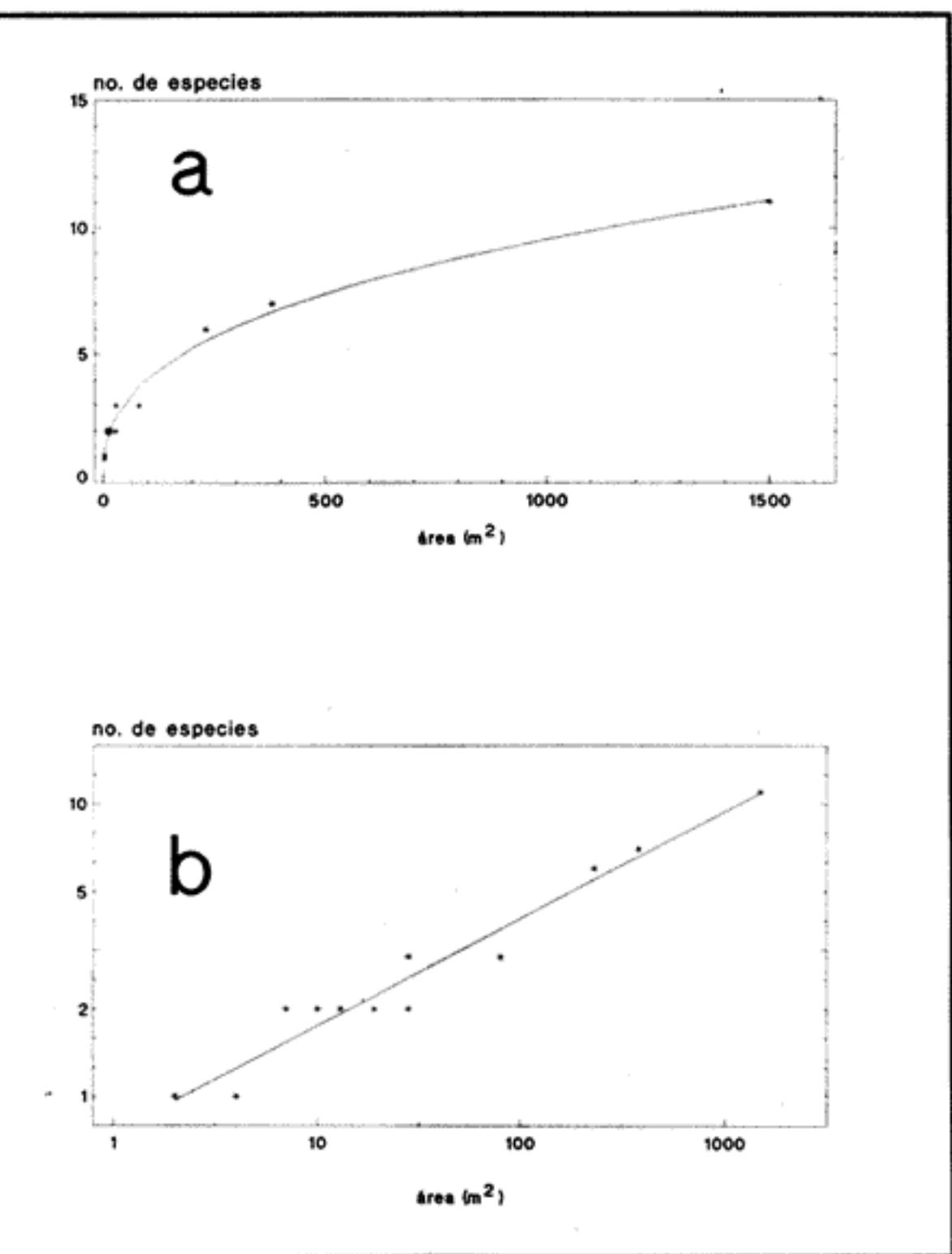


Figura 3. a) Relación entre el número de especies y el área para la flora acuática de 12 oasis de agua dulce en el norte del Desierto Sonorense (datos de Ezcurra et al. 1988). La curva muestra la relación exponencial predicha por el modelo de Preston ($s = K A^z$). Los 12 oasis estudiados funcionan, de hecho, como islas de agua en un mar de arena. Cada oasis es una muestra pequeña de la vegetación acuática que contenía el delta del Río Colorado, antes de que fuera artificialmente secado. El área total del delta era de 300 km².

b) La misma relación descrita en (a), graficada en escala doble logarítmica. De acuerdo con las predicciones de Preston, los puntos se disponen en forma de una línea recta, con pendiente $z = 0.36$. La pendiente es algo mayor que el valor "canónico" de Preston ($z = 0.23$), debido a que estos datos provienen de comunidades depauperadas, es decir, muy pobres en especies y de áreas muy pequeñas. En ambas gráficas, el ajuste de la función a los datos es altamente significativo ($r^2 = 0.96$, $P < 0.01$).

largo de todo el continente americano, desde California hasta la Patagonia, pero que no crece en densidades altas en ninguna parte (May, 1989). La rareza de esta especie no radica ni en su distribución biogeográfica ni en su preferencia de habitat, que son ambas amplias, sino en el hecho de que sus poblaciones son crónicamente "rafas", y que en ninguna parte llega a ser un componente importante de la comunidad.

Por supuesto, los casos más críticos

de rareza ecológica son los de aquellas especies que reúnen las tres características: son endémicas a nivel biogeográfico, son muy estenoecas en su preferencia de habitat y presentan poblaciones de números bajos. Uno de los casos más notables de este grupo es una especie de planta sin clorofila, descubierta recientemente por Esteban Martínez en la Selva Lacandona (Martínez y Ramos, 1989): *Lacandonia schismatica* (Triuridaceae). Esta especie reúne el dudoso privilegio de crecer en un área de aproximadamente una hectárea (rareza biogeográfi-

ca), asociada a suelos de turberas tropicales (rareza del habitat), y en números relativamente bajos (rareza demográfica). Es, por supuesto, una de las especies más raras que se conocen.

RIQUEZA Y EXTINCIÓN DE ESPECIES

Al ritmo que se están destruyendo los ecosistemas de la Tierra, se calcula que durante el próximo siglo se destruirán aproximadamente la mitad de todas las especies presentes en el planeta (May, 1989). La evolución biológica tardó cerca de 100 millones de años en producir, a través de los mecanismos normales de especiación, el mismo número de especies. Es decir, que la velocidad con la que se están extinguiendo actualmente las especies, es de alrededor de un millón de veces más rápida que la tasa a la cual se producen nuevas especies por medio de la evolución. En resumen, estamos presenciando una de las catástrofes biológicas más grandes por las que haya pasado la biósfera, desde la aparición de la vida sobre el planeta, y la escala de tiempo a la cual se dan los procesos evolutivos excluye absolutamente la posibilidad de que las extinciones masivas, generadas por la actividad humana, sean compensadas por la evolución de nuevas especies.

La conservación de la diversidad biológica del planeta es un problema de la más alta prioridad y de la más grave ur-

gencia. El estudio de las distribuciones de abundancias de especies, de relaciones especie-área, y, en general, los estudios a escala geográfica sobre los patrones de diversidad y de rareza biológica, aparecen como enfoques de gran importancia dentro del inmenso reto que representa conservar las especies de la Tierra. Necesitamos, urgentemente, aprender a hacer compatibles las necesidades crecientes de las poblaciones humanas con la necesidad de conservar los habitats más amenazados, y de usar en forma adecuada y sostenida los habitats explotables. De otra manera, las futuras generaciones jamás entenderán cómo pudimos heredarles un patrimonio cultural tan vasto, y un patrimonio natural tan degradado. □

BIBLIOGRAFÍA

- Efron, B. y R. Thisted. 1976. Estimating the number of unseen species: How many words did Shakespeare know? *Biometrika* 63:435-447.
- Ezcurra, E., R.S. Felger, A.D. Russell & M. Equihua. 1988. Freshwater islands in a desert sand sea: the hydrology, flora, and phytogeography of the Gran Desierto oasis of Northwestern Mexico. *Desert Plants* 9:35-63.
- Fisher, R.A., A.S. Corbet & C.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 12:42-58.
- Kolata, G. 1986. Shakespeare's new poem: An ode to statistics. *Science* 231:335-336.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Martínez, E. y C.H. Ramos. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): una nueva familia de México. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76:128-135.
- May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. En: M.L. Cody & J.M. Diamond (Eds.) *Ecology and evolution of communities*. pp. 81-120. Belknap Press, Harvard, Massachusetts.
- May, R.M. 1989. How many species are there on Earth? *Science* 241:1441-1448.
- Preston, F.W. 1946. Nesting heights of birds building in shrubs. *Ecology* 27:87-91.
- Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology* 29:254-283.
- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: Parts 1 and 2. *Ecology* 43:185-215, 410-432.
- Preston, F.W. 1979. The invisible birds. *Ecology* 60:451-454.
- Preston, F.W. and R.T. Norris. 1947. Nesting heights of breeding birds. *Ecology* 28:241-273.
- Rabinowitz, D., S. Cairns & T. Dillon. 1986. Seven kinds of rarity. En: M.E. Soulé (Ed.) *Conservation Biology*. pp. 182-204. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Root, R.B. 1989. Resolution of respect: Frank W. Preston 1896-1989. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 70:244-247.
- Rzedowski, J. y E. Ezcurra. 1986. Una nueva especie de *Haplopappus* (Compositae) de las dunas del noroeste de Sonora. *Ciencia Interamericana* 26:16-18.
- Strong, D.R. 1974a. Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of cacao. *Science* 185:1064-1066.
- Strong, D.R. 1974b. The insects of British trees: Community equilibrium in ecological time. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61:692-701.

